

Sur le développement de *Pyrosomella verticillata* (Neumann, 1909) (Tunicata, Thaliacea)

par J. GODEAUX

Résumé. — Lors de la campagne Safari II dans le bassin central de l'océan Indien, quelque cinquante petites colonies (1 à 8 verticilles de zoïdes) de Pyrosomes ont été récoltées. Trois d'entre elles, porteuses de gonades mûres et d'embryons, appartiennent à l'espèce *Pyrosomella verticillata* (Neumann, 1909). Les stades embryonnaires sont décrits.

Abstract. — During the cruise Safari II in the Central Indian Ocean, some fifty small colonies (1 to 8 verticils of zooïds) of Pyrosoms were collected. Three of them, bearing mature gonads and embryos, belong to the species *Pyrosomella verticillata* (Neumann, 1909). These embryonary stages are described.

J. GODEAUX, Institut de Zoologie, Laboratoire de Biologie marine, Université de Liège, quai Ed. Van Beneden, 22, B 4020 Liège (Belgique).

Les Pyrosomes sont des Tuniciers coloniaux, holoplanctoniques, vivant dans les mers tropicales et tempérées chaudes. Ils sont capables d'une intense activité blastogénétique et, comme les Salpes, présentent une alternance de générations. Ils constituent un ordre de la Classe des Thaliacés.

Dans sa monographie, NEUMANN (1913a, b) a séparé les Pyrosomes en deux sections dénommées *Pyrosoma ambulata* et *Pyrosoma fixata*, selon que les bourgeons sont ou non mis en place avec l'aide de cellules spéciales, les phorocytes.

La systématique des *Pyrosoma ambulata* a été redéfinie dans une récente révision de l'ordre par VAN SOEST (1979, 1981) qui y reconnaît la sous-famille des Pyrosomatinae avec les genres *Pyrosoma* (ex. : *Pyrosoma atlanticum* Peron, 1804) et *Pyrosomella* (ex. : *Pyrosomella verticillata* (Neumann, 1909)), répondant à la section des *Pyrosoma ambulata*.

Le développement embryonnaire et les blastogenèses primaire et secondaire de *Pyrosoma atlanticum* ont été décrits par divers auteurs (KOWALEVSKY, 1875; SEELIGER, 1889; SALENSKY, 1891, 1892; JULIN, 1912; NEUMANN, 1913; GODEAUX, 1957). En bref, l'oozoïde extrêmement simplifié, le cyathozoïde, émet un stolon qui se découpe en quatre bourgeons (futurs blastozoïdes primaires) qui forment une colonie tétrazoïde, d'où naîtront par bourgeonnement de ces ascidozoïdes un nombre considérable de blastozoïdes secondaires sexués qui constitueront la colonie et assureront la propagation de l'espèce. La colonie peut atteindre 40 cm de long et compter des milliers d'individus (observation personnelle).

Si l'embryologie de *Pyrosoma atlanticum* est désormais bien connue, celle des autres espèces de la sous-famille n'a pas été étudiée, et seuls quelques stades du développement d'embryons attribués à l'espèce *Pyrosoma ellipticum* Metcalf et Hopkins, 1919, ont été

représentés par IVANOVA-KAZAS (1956). Cette espèce serait synonyme de *Pyrosomella verticillata* selon VAN SOEST (1979); toutefois, les trois colonies étudiées provenaient de récoltes effectuées dans le Pacifique nord-ouest alors que *Pyrosomella verticillata* est une espèce intertropicale (VAN SOEST, 1981).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les colonies de Pyrosomes ont été récoltées au moyen d'un filet de 50 cm de diamètre et de 250 μ m de vide de maille, lors de pêches verticales effectuées de jour, entre 600 m et la surface. Les Pyrosomes ont été séparés des prélèvements planctoniques par filtration sur un tamis de 2 mm de vide de maille. Les Pyrosomes ont été conservés dans du formol 10 % neutralisé au borax. Les embryons ont été retirés des colonies et ont été colorés, soit par le rouge chlorantine pour examen sous liquide, soit par la cochenille avant montage entre lame et lamelle.

La liste et la position des stations de la croisière Safari II ont été publiées par C. MONNIOT (1984) et C. MONNIOT et F. MONNIOT (1985).

Lors de l'Expédition Safari II (Sédimentation abyssale, Faune associée, Relations dans l'océan Indien) de 1981 (24/07-01/09) dans le bassin central de l'océan Indien, les prélèvements de plancton opérés ont fourni, à côté de Salpes, environ 50 colonies de petite taille (1 à 8 verticilles de zoïdes) de Pyrosomes. La plupart, immatures, ont été identifiées comme appartenant à l'espèce commune *Pyrosoma atlanticum*. Les trois dernières, présentant des signes évidents de sexualité, ont été rapportées à l'espèce *Pyrosomella verticillata*. La première de ces colonies a été capturée à la station 20 (09°58' S — 89°51' E); sa longueur est de 1,1 cm. Elle compte cinq verticilles de zoïdes; les lobes testiculaires apparaissent bien développés sur les trois premiers verticilles, y compris les ascidiozoïdes primaires. Les ovules sont visibles, accolés aux lobes testiculaires, sur les individus du rang 3. Les deux autres colonies proviennent de la station 27 (0°11,6' S — 79°40,6' E). Leurs longueurs sont respectivement de 2,1 et 1,8 cm. Huit verticilles sont visibles. Elles renferment des stades embryonnaires plus ou moins avancés et même des colonies tétrazoïdes.

Ces trois colonies possèdent l'arrangement en verticilles réguliers et parallèles, les plus jeunes se trouvant près de l'ouverture cloacale commune de la colonie (fig. 1). Le test de la colonie est mou, lisse, translucide et complètement incolore (peut-être secondairement sous l'effet du fixateur). Ces colonies sont loin d'atteindre leur taille maximale (5 \times 3 cm selon VAN SOEST, 1981). La taille maximale des blastozoïdes est de 2,4 \times 1,7 mm, avec vingt-neuf stigmates branchiaux, onze barres longitudinales et six languettes dorsales. Ces valeurs sont notablement inférieures à celles de VAN SOEST. Peut-être nos colonies n'avaient-elles pas encore achevé leur croissance.

Le développement des embryons et des colonies tétrazoïdes s'effectue dans la cavité péribranchiale droite. Les lobes testiculaires sont développés dans les blastozoïdes les plus anciens et enveloppent l'anse digestive. Les ovules apparaissent dans les zoïdes jeunes. Il y a protogynie. Les grands blastozoïdes portent un stolon avec au maximum trois bourgeons à des stades différents de développement.

La figure 2 présente un cyathozoïde encore aplati sur sa gouttelette de vitellus et dont le stolon est déjà découpé en quatre bourgeons. Le cyathozoïde possède un siphon cloacal et une ébauche neurale visible sur l'espace clair répondant à la cavité endoblastique. Le péricarde n'a pas été observé, probablement masqué par les kalymmocytes (testa cells de JULIN).



FIG. 1. — Photographie de la plus grande des trois colonies de *Pyrosomella verticillata* (L = 2,1 cm) montrant la disposition régulière des verticilles.

Le stolon prolifère apparaît composé, comme celui de *P. atlanticum*, de deux prolongements péribranchiaux et du prolongement endostyloire. Le cordon péricardique n'a pu être observé. Les ébauches neurales des blastozoïdes II à IV, individualisées, sont logées dans le repli endostyloire.

L'enroulement du stolon a débuté et s'effectuera en sens inverse des aiguilles d'une montre, autour de l'énorme goutte de vitellus.

Le stade suivant (fig. 3) est nettement plus avancé. Le cyathozoïde montre le siphon cloacal et l'ébauche neurale réduite à la glande neurale, bourrée de cellules immigrées, et au canal vibratile. Le ganglion n'apparaît pas chez les *Pyrosoma fixata*. Le vitellus est fortement résorbé. Le cyathozoïde se prolonge par le stolon réduit à un tube hémocœlien divisé par un septum longitudinal et qui aboutit au-dessus de l'ébauche neurale du blastozoïde IV. Les quatre blastozoïdes sont unis par ce tube qui part de l'extrémité postérieure de l'endostyle d'un individu pour déboucher au-dessus de l'ébauche ganglionnaire du suivant. Dans le cas de la figure 3, seuls les blastozoïdes I et IV ont été représentés, alors que les blastozoïdes II et III, placés dans un plan postérieur, ont été silhouettés.

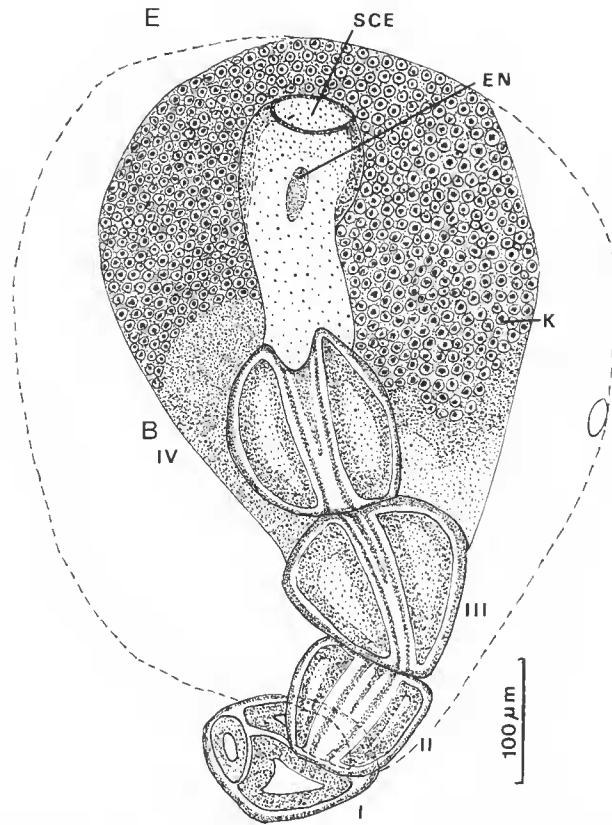


FIG. 2. — Vue du cyathozoïde (E) avec ses organes différenciés : l'ébauche neurale (E.N.), le siphon cloacal (S.C.E.) et le stolon divisé en segments ou bourgeons (B I à IV); K : kalymmocytes.

Les blastozoïdes sont au même stade de développement. Le système digestif est en place. La branchie compte douze stigmates et huit barres longitudinales. L'endostyle ferme la cavité pharyngienne du côté ventral alors que du côté dorsal s'observent deux languettes surmontées par les organes hématopoiétiques. Au-dessus de l'extrémité postérieure de l'endostyle du n° 1 s'observe un amas triangulaire de cellules (hémoblastes et cellules génitales primordiales) qui passeront dans le stolon lorsque débutera la blastogenèse secondaire. L'éléoblaste est présent, mais difficile à déceler.

Le stade présenté figure 4 est un stade tétrazoïde avancé. Les blastozoïdes sont reliés au cloaque commun par une paire de prolongements tenus au rôle énigmatique (sensoriel?).

Le cyathozoïde, fort réduit, se retrouve sous le plan des anses digestives de ses descendants auxquels il est toujours uni par le stolon. Le cardiopéricarde est visible à l'avant-plan.

Les blastozoïdes primaires ont poursuivi leur croissance; ils occupent la plus grande partie de la sphérule qui les enveloppe. Seuls les zoïdes I et IV ont été représentés. Les

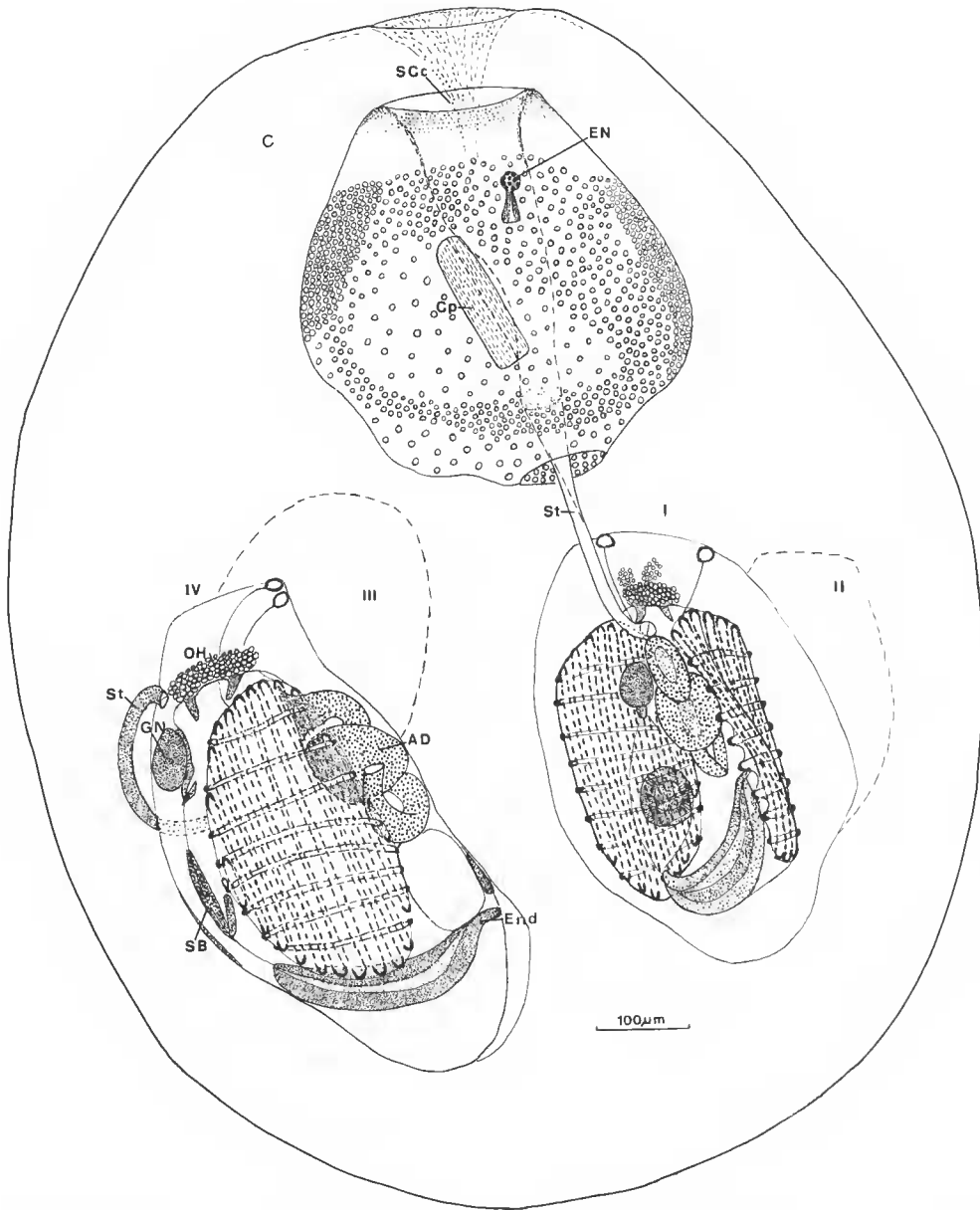


FIG. 3. — Cyathozoïde (C) avec ses bourgeons (I à IV) évoluant en blastozoïdes primaires rangés en cercle. Seuls les blastozoïdes II (vue de face) et IV (vue latérale), placés dans le plan antérieur, ont été représentés. A.D. : anse digestive du blastozoïde; Cp. : cardiopéricarde du cyathozoïde; E.N. : ébauche neurale (glande et canal vibratile) du cyathozoïde; G.N. : ganglion nerveux du blastozoïde; O.H. : organe hématopoïétique; S.B. : siphon buccal; S.C.c. : siphon cloacal de la future colonie tétrazoïde; St. : stolon vasculaire unissant le cyathozoïde à ses blastozoïdes.

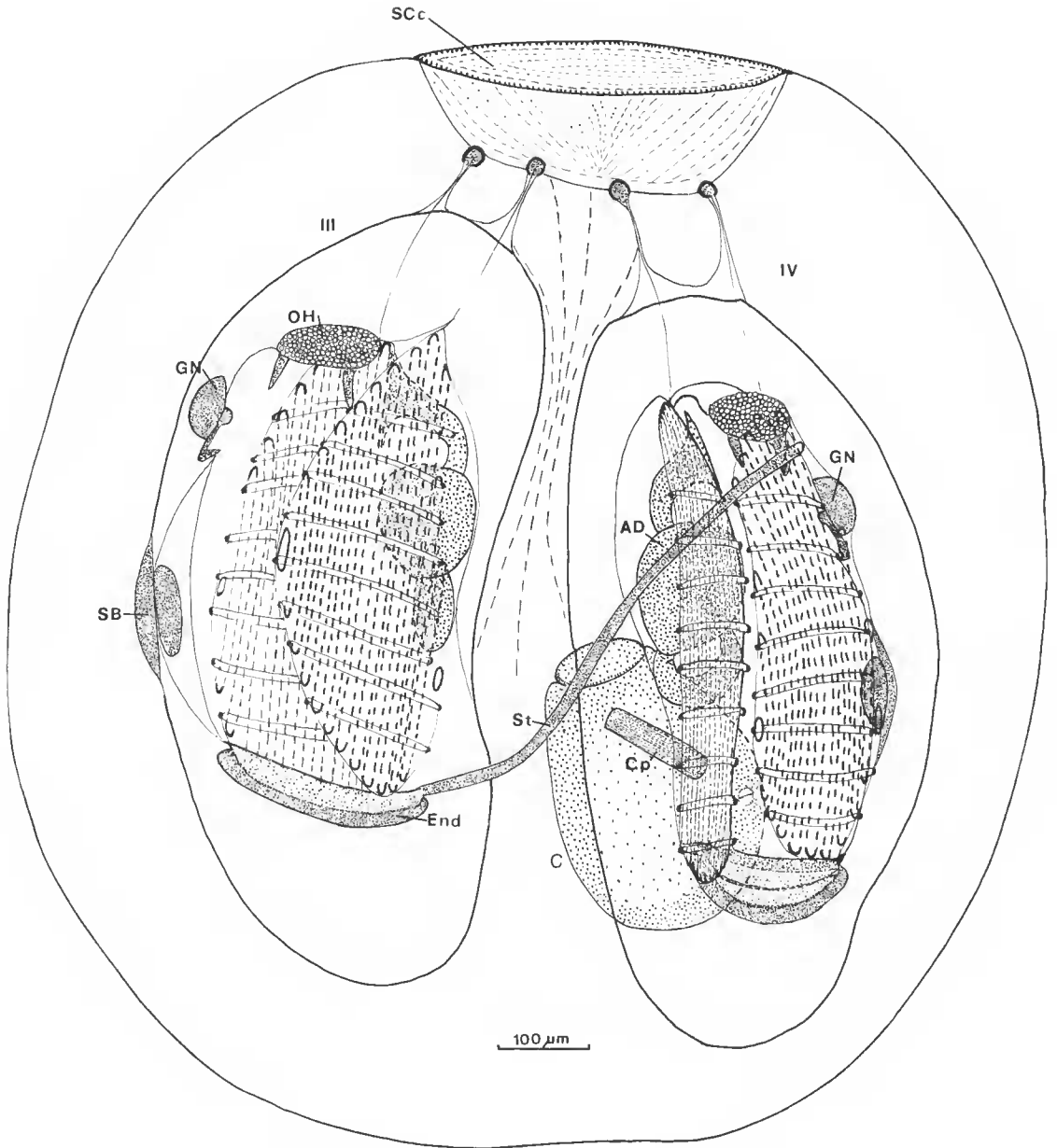


FIG. 4. — Stade tétrazoïde avancé. Le cythazoïde (C) est réduit à un nodule. Seuls les blastozoïdes III et IV (vue de profil) ont été représentés. A.D. : anse digestive; C.p. : cardiopéricarde du cythazoïde; End. : endostyle; G.N. : ganglion nerveux; O.H. : organe hématopoiétique; S.B. : siphon buccal; S.C.c. : siphon cloacal commun; St. : stolon unissant le cythazoïde à ses descendants.

stigmates branchiaux sont au nombre de treize; il y a toujours huit barres longitudinales et deux languettes dorsales. Les siphons buccaux sont non fonctionnels.

Le cyathozoïde finit par se réduire à un nodule allongé, au niveau des endostyles de ses descendants. C'est à ce moment seulement que le stolon disparaît.

La figure 5 représente une colonie tétrazoïde proche de la libération. Le cyathozoïde et son stolon ont complètement disparu et les quatre blastozoïdes primaires sont indépendants,

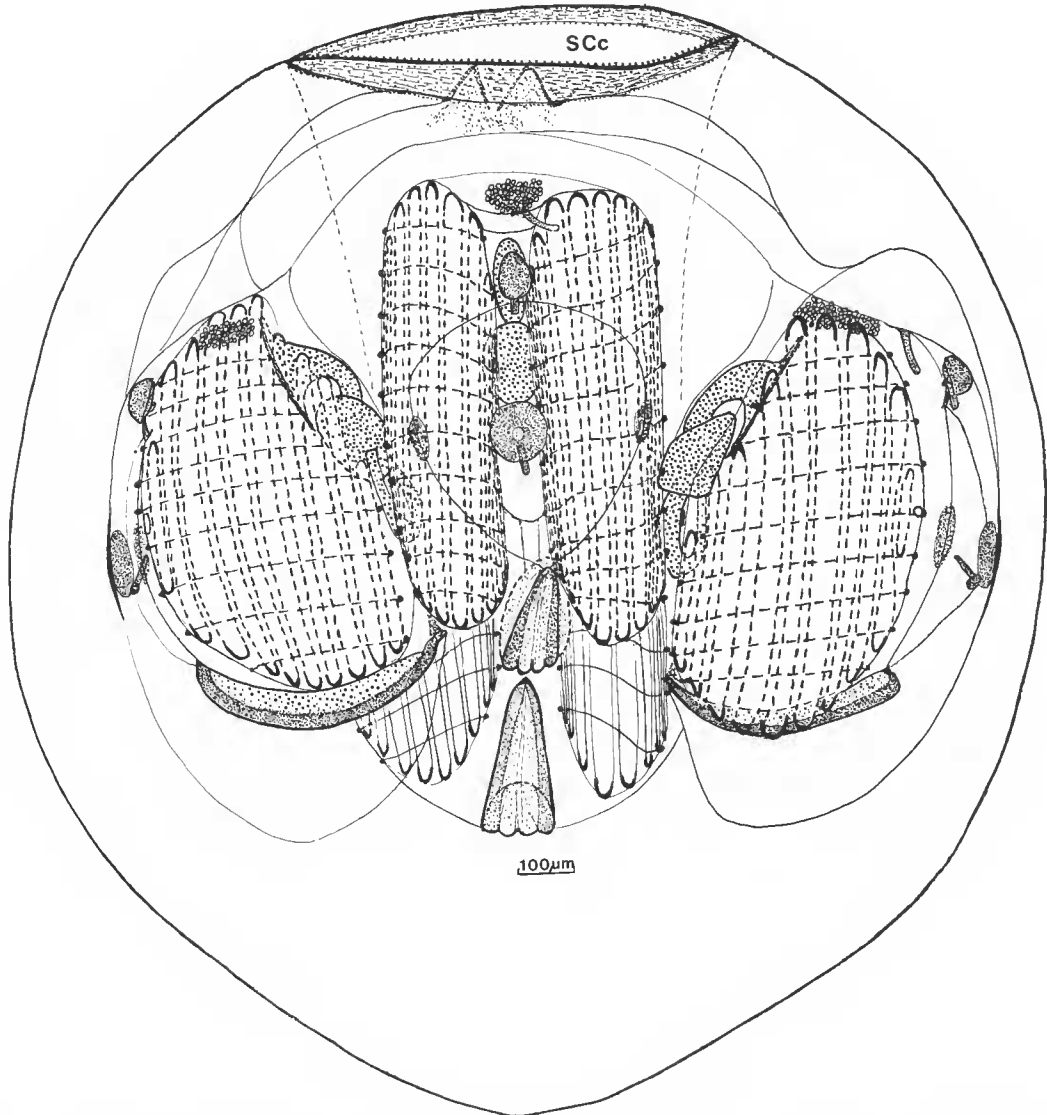


FIG. 5. — Colonie tétrazoïde achevée. Le cyathozoïde a complètement disparu; les 4 blastozoïdes primaires sont devenus indépendants. S.C.c. : siphon cloacal commun.

quoique logés dans une tunique commune. L'enveloppe de la colonie est pratiquement sphérique (1 600 à 1 700 μm de diamètre selon les exemplaires) et parfaitement lisse, sans aspérité, ni traces de facettes ou d'aspérités, comme c'est le cas chez *P. atlanticum*. Cette particularité pourrait permettre d'identifier les colonies tétrazoïdes isolées.

Les branchies portent maintenant onze à treize stigmates et huit à neuf barres branchiales. Il y a deux languettes dorsales. Le tube digestif est toujours vide quoique de telles colonies se trouvent maintenant dans la cavité cloacale commune et sont proches de l'expulsion.

La blastogenèse secondaire va débiter. L'endostyle se poursuit par un petit cæcum qui fait une hernie dans laquelle s'engage le cordon génito-hémoblastique qui donnera le système nerveux et l'ébauche génitale des blastozoïdes secondaires.

CONCLUSIONS

Les étapes du développement de *Pyrosomella verticillata*, décrites ci-dessus, correspondent à celles bien connues de l'embryogenèse et de la blastogenèse précoce de *Pyrosoma atlanticum*. La forme initiatrice de la colonie définitive est la colonie tétrazoïde. Le cyathozoïde, plus réduit que celui de *Propyrosoma vitjasi* Ivanova Kazas, 1956 (*Pyrostremma spinosum*, cf. VAN SOEST, 1981), ne différencie comme organes que la glande neurale (phagocytaire) et le canal vibratile, le siphon cloacal et le cardiopéricarde, organe moteur de l'hémolymphe dans le complexe embryon-bourgeons.

La blastogenèse chez le Pyrosome, comme chez les Salpes et au contraire de ce qui s'observe chez les Ascidiacés coloniaux, consiste en la strobilisation d'un stolon prolifère composé d'un prolongement endodermique, de deux tubes péribranchiaux, d'un cordon péricardique, accompagnés de quelques cellules hémoblastiques et prégénitales et enveloppés d'un manchon ectodermique. Seule l'ébauche neurale est une néoformation. Chaque constituant de l'embryon se prolonge dans le stolon et donnera le même organe chez les blastozoïdes. Ainsi la valeur des feuilletts primordiaux est conservée. Le stolon primaire est constitué de tissus non différenciés; il n'y a pas de dédifférenciation et donc pas de dérégulation des gènes lors de l'organogenèse des bourgeons. En outre, un fragment embryonnaire du stolon primitif persiste à l'extrémité postérieure de l'endostyle des blastozoïdes et évoluera en stolon secondaire qui, en définitive, n'est qu'une bouture du stolon primitif émis par le cyathozoïde. Ce bouturage se poursuivra dans toute la descendance des blastozoïdes primaires.

Parmi les Tuniciers, le bourgeonnement du Pyrosome se présente donc comme une forme primitive; la blastogenèse des Ascidies s'accompagne d'une dédifférenciation tissulaire: la vésicule interne à vocation endoblastique dérive, selon les espèces, de l'endoderme (épocardes), du mésoderme ou de l'ectoderme et donnera non seulement tout le complexe digestif, mais aussi les cavités péribranchiales et le siphon cloacal et même le complexe neural (BRIEN, 1948).

Nous remercions vivement le Centre national de Tri d'Océanographie biologique (Centob, Brest) et le Dr. C. MONNIOT (Muséum de Paris), responsable des données biologiques, qui nous ont aimablement confié pour étude les Thaliacés récoltés par la mission Safari II organisée par le Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BRIEN, P., 1948. — Embranchement des Tuniciers. In : P. P. GRASSÉ (édit.), *Traité de Zoologie*. Paris, Masson, **11** : 553-894 (bibliogr.).
- GODEAUX, J., 1957. — Contribution à la connaissance des Thaliacés (Pyrosome et Doliolum). *Annls Soc. roy. zool. Belg.*, **88** : 5-285.
- IVANOVA-KAZAS, O. M., 1956. — Sur le développement embryonnaire des Pyrosomidés (Pyrosomida, Tunicata). *Zool. Zh.*, **35** : 1193-1202 (en russe).
- JULIN, Ch., 1912. — Recherches sur le développement de *Pyrosoma giganteum* Les. *Zool. Jb.*, **2** (suppl. XV) : 775-862, 5 pl. h.t.
- KOWALEVSKY, A., 1875. — Ueber die Entwicklungsgeschichte der Pyrosoma. *Arch. mikrosk. Anat. EntwMech.*, **11** : 597-635, 2 pl. h.t.
- MONNIOT, C., 1984. — Composition des peuplements benthiques abyssaux : résultats des campagnes Safari dans l'océan Indien. *Comm. nat. fr. Rech. Antarct. (Biologie marine)*, **55** : 49-68.
- MONNIOT, C., et F. MONNIOT, 1985. — Tuniciers profonds de l'océan Indien : campagnes Safari du « Marion Dufresne ». *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^e sér, **7**, section A, (2) : 279-308.
- NEUMANN, G., 1909. — Mitteilung über eine neue Pyrosomen Art der deutschen Tiefsee-Expedition, nebst Bemerkungen über die Stockbildung und das Wandern der Knospen bei Pyrosomen. *Zool. Anz.*, **34** : 654-671.
- 1913a. — Die Pyrosomen. *Wiss. Ergebn. dt. Tiefsee-Exped. Valdivia*, **12** (2) : 291-421, 12 pl. h.t.
- 1913b. — Salpae II. Cyclomyaria et Pyrosomida. *Das Tierreich*, 40^e livraison : 36 p.
- SALENSKY, W., 1891. — Beiträge zur Embryonalentwicklung der Pyrosomen. *Zool. Jb. (Anat. Ontog.)*, **4** : 424-477. 3 pl. h.t.
- 1892. — Beiträge zur Embryonalentwicklung der Pyrosomen. *Zool. Jb. (Anat. Ontog.)*, **5** : 1-98, 8 pl. h.t.
- SEELIGER, O., 1889. — Zur Entwicklungsgeschichte der Pyrosomen. *Ien. Ztschr. Natur. Gesch.*, **23** : 595-658.
- SOEST, R. W. M. VAN, 1979. — Revised classification of the order Pyrosomatida (Tunicata, Thaliacea) with a description of a new genus. *Steenstrupia*, **5** (11) : 197-217, 2 pl. h.t.
- 1981. — A monograph of the order Pyrosomatida (Tunicata, Thaliacea). *J. Plankton Res.*, **3** (4) : 603-631.